

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Lenka Hupková

Orientace vážek v prostoru

Spatial orientation in Odonata

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13.8.2015

Lenka Hupková

Poděkování:

Děkuji školiteli své bakalářské práce RNDr. Martinu Černému, Ph.D. za připomínky a rady při jejím zpracovávání, které vedly k jejímu úspěšnému vzniku. Dále děkuji své rodině za jejich podporu a porozumění.

Abstrakt

Cílem mé práce je shrnutí a zhodnocení dosavadních poznatků o orientaci vážek v prostoru, a to zejména na malých a středních prostorových škálách. Ve své práci se zabývám orientací vážek dle horizontálně polarizovaného světla, která patří mezi nejvíce prozkoumané oblasti orientace příslušníků řádu Odonata, a dále vizuální orientací vážek při výběru habitatu a v rámci něj. Pozornost věnuji zejména úloze prostorových landmarks v orientaci vážek v rámci habitatu, která není, tak jako plno jiných oblastí orientace řádu Odonata, výrazně prozkoumána a nabízí mnoho příležitostí k dalšímu výzkumu. Dále popisuji orientaci vážek během migrací. Kromě zrakové orientace se ve své práci zabývám i orientací vážek pomocí jiného smyslu, a to čichu – ačkoliv Odonata byla dlouhou dobu považována za anosmická.

Klíčová slova: prostorová orientace, vizuální orientace, vážky, Odonata, landmarks

Abstract

The aim of this review is to evaluate and sum up an existing knowledge about spatial orientation of dragonflies, particularly at small and medium spatial scales. I deal mostly with orientation by horizontally polarized light, which belongs among the most explored field of orientation of Odonata; beside that I explore an orientation of dragonflies during the habitat selection and within their home ranges / territories. Regarding the latter, I pay an attention namely to the function of spatial landmarks, which has not been yet fully explored and offers a lot of opportunities for further research (like many other orientation topics of Odonata). I also briefly discuss an orientation of dragonflies during migrations. Besides the visual orientation I mention the orientation by olfactory sense, though Odonata was concerned anosmic for a long time.

Key words: spatial orientation, visual orientation, dragonflies, Odonata, landmarks

Obsah

1. ÚVOD	1
2. ŘÁD ODONATA	2
2.1 ZYGOPTERA	3
2.2 ANISOPTERA	3
3. VIZUÁLNÍ DISPOZICE A SCHOPNOSTI VÁŽEK	4
3.1 VIZUÁLNÍ DISPOZICE A SCHOPNOSTI LAREV	5
3.1.1 Detekce predátora	6
4. POLARIZOVANÉ SVĚTLO	8
4.1 VNÍMÁNÍ POLARIZOVANÉHO SVĚTLA VODNÍM HMYZEM	8
4.2 ORIENTACE VÁŽEK DLE POLARIZOVANÉHO SVĚTLA	9
4.2.1 Rozpoznání habitatu	9
4.3 POLARIZOVANÉ SVĚTELNÉ ZNEČIŠTĚNÍ A EKOLOGICKÉ PASTI	13
5. VÝBĚR HABITATU A ORIENTACE V RÁMCI HABITATU	15
5.1 KONSPECIFIČTÍ JEDINCI JAKO SIGNÁL	16
5.2 LANDMARKS	17
5.2.1 Role landmarks v orientaci hmyzu	17
5.2.2 Role landmarks v orientaci vážek	19
5.3 DETEKCE TERITORIÁLNÍCH VETŘELCŮ	20
5.4 VÝBĚR A PRONÁSLEDOVÁNÍ KOŘISTI	21
6. MIGRACE	23
7. ČICH	25
8. ZÁVĚREČNÉ SHRNUÍ	26
9. SEZNAM LITERATURY	28

1. Úvod

Orientace vážek v prostoru je velmi zajímavým tématem, kterému zatím nebyla výzkumem věnována velká pozornost, na rozdíl od řádu Hymenoptera, u něhož je orientace zkoumána již dlouhou dobu. Většina prací se u řádu Odonata zaměřovala především na vizuální dispozice, nikoliv však na jejich orientaci v přirozeném prostředí. Teprve na konci 20. století se vědci začali věnovat orientaci hmyzu podle horizontálně polarizovaného světla, jehož zdroje, jak zjistili, identifikuje vodní hmyz jako vodu. Brzy vznikly i práce zabývající se tímto fenoménem u vážek a orientace řádu Odonata podle horizontálně polarizovaného světla je tak poměrně dobře popsána. Stále však existuje mnoho oblastí jejich orientace, které nejsou dobře prozkoumány. Například využití výrazných prvků v krajině, jež slouží jako orientační body, které je popsáno právě u řádu Hymenoptera, nebyla zatím u řádu Odonata (např. při ustavování teritorií a vymezování jejich hranic) věnována dostatečná pozornost. Pro plynulost textu budu dále pro označení těchto orientačních bodů či prvků používat slovo landmark pro jednotné číslo a landmarks pro číslo množné, či je budu jednoduše označovat jako značky. Stejně tak není dobře prozkoumána ani orientace vážek během migrace.

Ve své práci se budu snažit shrnout dosud známé poznatky o orientaci vážek v prostoru, a to zejména na malých a středních prostorových škálách, a také se budu snažit upozornit na oblasti, které nejsou zcela nebo vůbec prozkoumané. Na tuto bakalářskou práci naváže diplomovou práci, v níž se budu jednou takovouto oblastí zabývat, a to orientací neteritoriálních říčních vážek, konkrétně vážky *Cordulegaster boltonii* – zejména rolí landmarks v jejich orientaci.

2. Řád Odonata

Řád Odonata patří společně s řádem Ephemeroptera mezi nejstarší dosud existující okřídlený hmyz a společně vytvářejí skupinu Paleoptera. Předpokládá se, že oba tyto řády sdílí společného předka, který se oddělil od předchůdců ostatního okřídleného hmyzu (Corbet a Brooks, 2008).

Odonata jsou odvozena od již vyhynulého řádu Protodonata, který se vyskytoval zejména ve svrchním karbonu. Příslušníci tohoto řádu dosahovali oproti současným vážkám obrovských rozměrů, jejich rozpětí křídel bylo kolem 70 cm (Corbet a Brooks, 2008 podle Brauckmann a Zessin, 1989; Carpenter, 1992). Někteří autoři přisuzují tyto gigantické rozměry vyšší koncentraci kyslíku v atmosféře během tohoto období (Corbet a Brooks, 2008 podle Lane, 2002).

Řád Odonata v současnosti sestává ze dvou podřádů, a to Anisoptera (12 čeledí) a Zygoptera (18 čeledí). Třetí podřád Anisozygoptera se dle Carpentera (1992) vyskytoval pouze v triasu, juře a křídě a je již dlouho vyhynulý. Mezi Odonata patří kolem 6000 druhů (každý podřád je reprezentován asi 3000 druhy), které již byly popsány. Nicméně předpokládá se, že několik stovek druhů vážek ještě popsáno nebylo. Odonata lze nalézt na každém kontinentu s jedinou výjimkou, kterou je Antarktida (Corbet a Brooks, 2008).

Téměř všechny vážky žijí v larválním stádiu ve vodním prostředí, dospělci pak mají vyvinutá křídla a žijí vzdušným způsobem života. Mezi larvou a dospělcem chybí u vážek stádium kukly (Corbet a Brook, 2008) a řadí se tedy mezi Hemimetabola, hmyz s proměnou nedokonalou. Larvy vážek se podobají dospělcům, avšak nemají ještě vyvinutá křídla, pouze jejich základy. Ve všech stádiích svého života (kromě prvního larválního stádia) jsou vážky obligátními predátory. Larvy mají spodní pysk (labium) přeměněný na tzv. masku, jejímž vymrštěním vpřed (tlakem tělní tekutiny) chytají kořist. Dospělé vážky chytají kořist za letu a rozžvýkávají ji pomocí silných kusadel. K detekci kořisti larvám slouží stejně jako dospělcům především zrak – jak u larev, tak u dospělců se nachází složené oči, které jsou především u dospělců velmi dobře vyvinuty (Corbet a Brooks, 2008).

2.1 Zygoptera

Do podřádu Zygoptera se řadí malé a štíhlé formy, které jsou také známy pod souhrnným názvem stejnokřídlice (patří sem šidélka, šídlatky a motýlice), kvůli stejnému tvaru předních i zadních křídel. Rychlost jejich letu je relativně nízká. Nymfy stejnokřídlic jsou také štíhlé, jejich zadeček je opatřen třemi koncovými lupínkovitými přívěsky, které hrají roli při osmoregulaci a dýchání. Nymfy plavou rybičkovitým vlněním zadečku (Corbet a Brooks, 2008).

2.2 Anisoptera

Podřád Anisoptera obsahuje spíše robustní a velké formy. Ty jsou známy také jako různokřídlice, díky odlišnému tvaru předních a zadních křídel. Zatímco přední křídla jsou užší a zaoblená, zadní křídla mají u báze širší a mají sekáčkovitý tvar, což jim usnadňuje plachtění – toto nalezneme především u druhů, které migrují.

Larvy různokřídlic jsou stejně jako dospělci robustní. Na rozdíl od podřádu Zygoptera dýchají pomocí žaber, která se nachází v širokém zadečku, stejně jako svalová přepážka (diafragma). Ta umožňuje nasávání a vypuzování vody, kterou dochází k okysličování. V případě potřeby rychlého úniku je voda z rekta rychle vypuzena (Corbet a Brooks, 2008).

3. Vizuální dispozice a schopnosti vážek

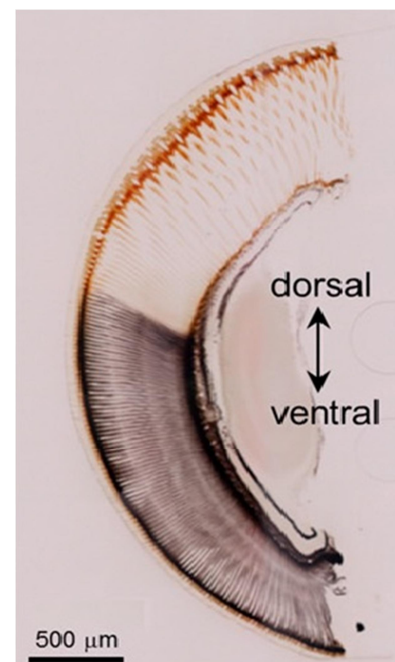
Vážky jsou primárně vizuální predátoři, zrak je tedy jejich hlavním smyslem. Z tohoto důvodu se nejdříve zaměřím na vizuální dispozice řádu Odonata.

Vážky mají pár velkých složených očí, které jsou umístěny po stranách jejich hlavy. Zorné pole vážek je téměř 360° a vážky tedy vidí v podstatě všemi směry. Jediný směr, kterým nevidí, je ten přímo za hlavou, kde je zorné pole vážek přerušeno vlastními křídly a tělem (Corbet, 1999).

Vážky mají největší složené oči, jež v rámci hmyzu najdeme (Corbet, 1999). Jejich průměr dosahuje velikosti až kolem 8 mm (Land a Nilsson, 2002). Kromě těchto složených očí nalezneme na hlavě vážek i tři jednoduché oči – tzv. ocelli. Ty se nachází na temeni vážek a skládají se pouze z jednoho ommatidia. Ocelli mohou vnímat jen světlo jako takové nebo mohou být schopna vytvořit i obraz (Bybee a kol., 2012).

Složené oči příslušníků řádu Odonata se skládají z tisíců až desetitisíců (např. čeleď Aeschnidae) ommatidií (Land a Nilsson, 2002). Dospělci mají kolem 8 000 ommatidií v každém oku (Sherk, 1978b). Vážka *Anax junius* však dosahuje počtu 28 672 ommatidií v každém oku (Sherk, 1978b). Ommatidia nejsou distribuována po celém oku rovnoměrným způsobem. Ventrální oblasti očí obsahují ommatidia, která mají v podstatě stejnou velikost a jsou menší než ta, která najdeme v dorsálních oblastech složených očí (Corbet, 1999). Například u čeledi Libellulidae jsou ommatidia v dorzální části nejen větší, ale i delší, než ta ve ventrální oblasti (Sauseng a kol., 2003).

Obrázek 1. Dorsoventrální řez složeným okem vážky *Sympetrum frequens* s jasně patrnými ommatidii. Převzato z Futahashi a kol. (2015).



Úhel, který svírají sousedící ommatidia (společně např. s rozměry rhabdomů), významně ovlivňuje ostrost vidění. Čím menší interommatidiální úhly jsou, tím je větší ostrost vidění – tím větší je vzdálenost, na kterou mohou být rozlišeny různé objekty, jako jsou predátoři či vhodná kořist (Land, 1997). Nejmenší interommatidiální úhly jsou právě mezi velkými ommatidii v dorsálních oblastech složených očí, kde vytváří tzv. „acute zones“ (Land, 1989) – analogie fovey (Stavenga, 1979). V těchto oblastech mají interommatidiální úhly velikost menší než 0.5° (Land, 1989). Nejmenší interommatidiální úhly mezi ommatidii se nachází u *A. junius* v dorsální zóně ostrosti, a to $0,24^\circ$. Jsou to tedy oblasti, které dosahují největší rozlišovací schopnosti (Sauseng a kol., 2003) a nejlepší detekce pohybu (Corbet, 1999).

Složené oči umožňují vážkám vnímat nejen barvy či pohyblivé objekty, ale také ultrafialové či polarizované světlo a směr jeho polarizace (Corbet, 1999). Futahashi a kol. (2015) objevil velké množství opsinů exprimovaných u různých příslušníků řádu Odonata, z nichž bylo 11-30 vizuálních, a to v závislosti na daném druhu. Překvapivým zjištěním bylo, že dochází k rozdílné expresi jednotlivých opsinů mezi larválním stádiem a dospělcem. Stejně tak je rozdílná exprese těchto opsinů mezi ventrální a dorsální oblastí očí dospělců.

U dospělců je exprimován 1 UV opsin, 1-8 krátkovlnných a 8-21 dlouhovlnných opsinů. Ve ventrální oblasti složených očí vážek pak dochází k expresi více krátkovlnných opsinů než dlouhovlnných, zatímco v dorsální oblasti je tomu naopak.

Rozdíl mezi expresí těchto opsinových genů mezi dorsální a ventrální oblastí oka je nejspíše výsledkem toho, že světlo přicházející ze shora (tj. od slunce) je spíše krátkých vlnových délek a zároveň velké intenzity a světlo přicházející zespodu naopak dlouhých vlnových délek a menší intenzity - odráží se totiž od různých povrchů, např. vodní hladiny (Futahashi a kol., 2015).

3.1 Vizuální dispozice a schopnosti larev

Larvy řádu Odonata mají stejně jako dospělci pár velkých složených očí. Zajímavým faktem je, že se dispozice složených očí vážek mění při jejich přechodu z vody na souš, tedy při přeměně v dospělé.

Složené oko larvy vážky obsahuje pouze kolem 170 ommatidií na rozdíl od tisíců ommatidií v očích dospělců (Sherk, 1978a). Během přeměny v dospělé pak dochází u larev vážek k multiplikaci ommatidií a tedy i ke zvětšení složených očí (Corbet, 1999). Ommatidia,

kteřá byla původně přítomna u larválních stádií vážky, se po metamorfóze v dospělce stávají ommatidii dorsální oblasti oka dospělce (Sherk, 1978a). Oči larev se skládají ze světlého a tmavého pruhu, které se postupně rozvíjejí. Tyto pruhy pak s přibývajícím věkem ztrácí barvu (Corbet, 1999).

Larvy vážek žijí ve vodním prostředí, a tudíž za odlišných světelných podmínek. Zatímco u dospělců je tedy exprimováno mnoho dlouhovlnných i krátkovlnných vizuálních opsinů, v očích jejich larev dochází k expresi pouze několika dlouhovlnných opsinů a jednoho krátkovlnného. Tato rozdílná exprese opsinů mezi larválními stádii a dospělými vážkami odpovídá tomu, že světlo rozptýlené pod vodou je spíše dlouhých vlnových délek. U larev některých druhů vážek, které jsou navíc díky svému stylu života jen v omezené míře vystaveny světlu, vůbec nedochází k expresi genu krátkovlnného opsinu. Takovými druhy jsou myšleny ty, jejichž larvy se například zahrabávají do písčitého dna potoků jako třeba larvy studovaného *Anotogaster sieboldii* a *Asiagomphus melaenops*. Larvy příslušníků řádu Odonata jsou při orientaci také méně závislé na zraku – i to může být důvodem, proč je u nich exprimován menší počet vizuálních opsinů (Futahashi a kol., 2015).

3.1.1 Detekce predátora

O prostorové orientaci larev vážek je toho známo poměrně málo. Pravděpodobně se ani nepotřebují ve svém prostředí nijak zásadně orientovat – vzhledem k tomu, že se jedná o larvy, nepotřebují nacházet vhodný habitat, který dospělcům slouží k setkání s potencionálními partnery či kladení vajíček. Larvy vážek tak musí umět zejména nalézt vhodnou potravu a rozpoznat predátora. Některé studie se snažily zjistit, na základě jakých podnětů larvy řádu Odonata rozpoznávají ve vodním prostředí predátora.

Larvy vážek umí rozpoznat predátora vizuálně – odpovídají na vizuální podněty v přítomnosti predátora, v tomto případě rybiho (McGuffin a Baker, 2012). Ten však musí být pravděpodobně dostatečně velký a aktivní, protože například Mortensen a Richardson (2008) došli k závěru, že *Enallagma antennatum* na vizuální podněty predátora nereaguje, predátorem však byla taktéž larva rodu *Aeschna*.

Pokud by se larvy vážek ve vodním prostředí spoléhaly pouze na zrak, bylo by to velmi riskantní. Viditelnost (a tedy možnost včasného odhalení predátora) zde totiž může ovlivnit a snižovat řada faktorů – kalnost vody, hustá vegetace, osvětlení atp., (McGuffin a Baker, 2012).

Larvy vážek umí rozpoznat predátora kromě zraku i pomocí čichu, na základě chemických stimulů, které predátoři uvolňují do prostředí. Chivers a kol. (1996) během laboratorního experimentu odhalil, že se larvy šidélek rodu *Enallagma* učí rozpoznávat predátory na základě chemických stimulů ze stravy těchto predátorů. Larvy šidélek byly nejdříve vystaveny chemickým stimulům v podobě vody, v níž byly chovány štiky krmené různou kořistí. Larvy reagovaly úpravou svého chování (snížením frekvence loveckých výpadů, pohybů hlavy i celého těla) na přítomnost chemických stimulů pouze v případě, že pocházely od štiky, která byla krmena právě larvami šidélek nebo jelečky velkohlavými, *Pimephales promelas* – ty jsou pro tento druh šidélka sympatrické a je možné, že mají společné některé predátory. Naopak pokud voda pocházela od štiky krmené potměnky moučnými, *Tenebrio molitor*, k takovéto reakci nedošlo. V následujícím pokusu vyšlo najevo, že ti jednotlivci, kteří byly v předešlém experimentu vystaveny vodě od štiky krmené šidélky nebo jelečky, následně odpovídali úpravou svého chování i na chemické stimuly pocházející od štiky krmené potměnky. Šidélka tedy nejdříve reagují na přítomnost chemických stimulů jedinců stejného druhu nebo druhu jiného, který je pro daný druh šidélka sympatrický a známý, ve stravě štiky. Následně pak dokážou rozpoznat pomocí čichu štiky jako takovou a již nezáleží na tom, čím se štika stravuje.

Enallagma antennatum taktéž odpovídala na přítomnost chemických stimulů jedinců stejného druhu či sympatrického druhu v potravě predátora snížením vyhledávání potravy. Tuto odpověď však nevyvolaly chemické stimuly pocházející ze zraněného koexistujícího druhu nebo druhu, který nebyl *E. antennatum* známý (Mortensen a Richardson, 2008).

Larvy vážek jsou schopné na základě vizuálních chemických podnětů rozpoznat i konspecifické predátory, i když jsou jen málo fenotypově odlišné. Na tyto podněty však odpovídají opačně než na podněty pocházející od heterospecifického predátora (zvýší svou aktivitu, pohyb v prostoru a více se krmí), jak bylo ukázáno pro vážku *Plathemis lydia* (Ferris a Rudolf, 2007).

4. Polarizované světlo

Vážky se v prostoru orientují zejména podle horizontálně polarizovaného světla, které je odráženo vodní hladinou. To jim dává informaci o přítomnosti vodního tělesa, a tedy potencionálně vhodného habitatu (Wildermuth, 1998).

Polarizované světlo vzniká procesem zvaným polarizace, což je jeden z běžných optických jevů, které se vyskytují v přírodě (Können, 1985). Lidské oko polarizované světlo nevnímá, a proto mu a jeho možnému vnímání jinými živočichy nebyla výzkumem dlouhou dobu věnována pozornost (Horváth, 1995). Teprve von Frisch (1949) zjistil, že včely se dokážou orientovat podle polarizovaného světla, které vzniká v atmosféře. Díky tomu byla následně objasněna řada mechanismů a jejich vlastností, které umožňují percepci polarizovaného světla (Horváth, 1995).

Zdrojem polarizace světla je v přirozeném prostředí zejména rozptyl a odraz (Horváth, 1995). Díky rozptylu slunečního světla v atmosféře dochází ke vzniku částečně lineárně polarizovaného světla (Coulson, 1988). Podobně dochází k rozptylu světla, a tedy k jeho polarizaci, pod vodou (Jerlov, 1968). Dalším významným zdrojem polarizovaného světla v přírodě je odraz světla od hladkých lesklých povrchů. Takovými povrchy jsou například hladiny vodních těles (Können, 1985).

4.1 Vnímání polarizovaného světla vodním hmyzem

Hmyz, který žije ve vodě nebo v její blízkosti, rozpoznává vhodný vodní habitat primárně právě prostřednictvím polarizovaného světla, konkrétně horizontálně polarizovaného, které je odráženo od vodní hladiny. Je pravidlem, že hmyz, jehož larvy žijí ve vodním prostředí, detekují vodu pomocí horizontálně polarizovaného světla (Schwind 1991, 1995). Přitažlivost ke zdrojům horizontálně polarizovaného světla se nazývá pozitivní polarotaxe a byla již objevena u více než 250 druhů vodního hmyzu z různých skupin, které samozřejmě zahrnují i vážky (Horváth a Kriska, 2008). Protože jsou tyto druhy hmyzu přitahovány pouze ke světlu vykazujícímu právě horizontální polarizaci, znamená to, že vnímá nejen polarizované světlo jako takové, ale i jeho další vlastnosti, jako je směr neboli rovina polarizace (Corbet, 1999). Povrchy, které odrážejí horizontálně polarizované světlo s vyšším stupněm polarizace než je práh citlivosti těchto druhů k polarizovanému světlu, pak identifikují jako vodu (Horváth a Kriska, 2008).

Oči vodního hmyzu jsou citlivé k polarizovanému světlu jak ve viditelné, tak v ultrafialové oblasti spektra (Schwind 1989, 1991, 1995). Tento hmyz vnímá polarizované světlo v té oblasti spektra, která je typická pro habitat, jenž daný hmyz preferuje (Schwind, 1995). Různé habitaty, různá vodní tělesa mají odlišné odrazově-polarizační charakteristiky, které vodnímu hmyzu poskytují pro něj důležité informace o kvalitě vodního habitatu. Odrazově-polarizační vlastnosti vodních těles silně závisí na jejich barvě, hloubce, průhlednosti, kalnosti vody, složení substrátu a osvětlení. Hmyz se tak na základě těchto odrazově-polarizačních charakteristik vodních těles dokáže orientovat již ze značné vzdálenosti (Horváth a Kriska, 2008).

4.2 Orientace vážek dle polarizovaného světla

Vážky mají podobně jako jiné skupiny hmyzu vodní larvy. Proto se musejí k vodě během svého života opakovaně vracet, aby zde nakladly vajíčka. Zároveň vodní tělesa vážkám slouží jako místo setkání s potenciálními partnery. Aby došlo k úspěšnému výběru vhodného habitatu, jak u samců, tak u samic musejí být rozvinuty odpovědi na příslušný signál či podnět, které u samců vedou k páření, u samic pak i ke kladení vajíček (Corbet, 1962). Některé druhy vážek jsou, co se týká habitatu, generalisté. Jiné druhy naopak vykazují vysoce specifické ekologické nároky (Corbet, 1999).

Pro vážky je tedy detekce vhodného vodního tělesa životně důležitá. Vzhledem k tomu, že vážky se orientují především vizuálně, měl by i podnět, na jehož základě vážky rozpoznávají vodu, být vizuální. Až do doby, než Schwind (1991, 1995) přišel se svými pracemi, se vůbec neuvažovalo o polarizovaném světle jako o možném podnětu, který umožňuje rozpoznání vodních těles, a tedy vhodných habitatů, vodnímu hmyzu (Bernáth a kol., 2002).

4.2.1 Rozpoznání habitatu

Wildermuth (1998) ukázal pomocí behaviorálních terénních experimentů, že vážky detekují vodní tělesa, a tedy místa setkání s potencionálními partnery a kladení vajíček, primárně právě pomocí polarizovaného světla, které je odraženo od vodní hladiny.

Wildermuth (1998) použil pro své experimenty pláty tmavě hnědého plexiskla o rozměru 1x1 m, které umístil na vegetaci v blízkosti přírodních ovipozičních míst, a to do horizontální polohy. Jeden z nich navíc překryl hliníkovou fólií. Tyto pláty tak sloužily jako atrapy míst pro ovipozici. Jejich odrazově-polarizační charakteristiky byly zaznamenány videopolarimetrií

(Tabulka 1). Reakce vážek na tato uměle vytvořená ovipoziční místa (zahrnující i bezbarvé plexisklo) pak byly ve dvou kontrolních experimentech porovnávány s reakcemi na přírodní ovipoziční místa či suchou vegetaci stejného tvaru a velikosti. Vzhledem k tomu, že se jednalo o atrapy míst pro ovipozici, zaměřil se Wildermuth na ty reakce, které u konkrétních druhů patří k reprodukci nebo s ní souvisí. U druhů patřících do podřádu Anisoptera patřily mezi tyto reakce například namáčecí pohyby u samic, hlídkovací lety, souboje samečků s příslušníky vlastního druhu, kopulace či pokusy o naklazení vajíček. Podobně motýlice (podřád Zygoptera) vykazovaly inspekční lety (samečci a páry v tandemové pozici), namáčecí pohyby či přistání na plátech a pokusy o kladení vajíček. Tmavě hnědé plexisklo bylo pro všechny druhy signifikantně atraktivnější než hliníková fólie.

Wildermuth (1998) tedy shledal, že podnětem, který vyvolal tyto pozitivní reakce, bylo horizontálně polarizované světlo. Tmavě hnědé plexisklo totiž stejně jako povrchy vodních těles (Schwind a Horváth, 1993; Horváth, 1995) odráží horizontálně polarizované světlo s vysokým stupněm polarizace, na rozdíl od hliníkové fólie, u které je směr polarizace proměnlivý (viz Tabulka 1). Předtím však došlo k vyloučení termotaxe a chemotaxe – u obou plátů došlo během experimentů ke značnému zahřátí (vysoká teplota by vážky spíše odpuzovala) a plexisklo navíc neuvolňovalo žádné těkavé látky.

Tabulka 1. Odrazově-polarizační charakteristiky materiálů použitých jako atrapy ovipozičních míst – tmavě hnědého plexiskla, bezbarvého plexiskla a hliníkové fólie. Uvedené hodnoty byly naměřeny videopolarimetrií v modré oblasti spektra, $\lambda=470$ nm. Úhel pohledu byl 70° vzhledem k vertikální ose. Převzato z Wildermuth (1998).

	hnědé plexisklo	bezbarvé plexisklo	hliníková fólie
relativní jasnost (%)	49	80	100
stupeň polarizace (%)	65	12	21 (variabilní)
směr polarizace měřený vzhledem k vertikální ose ($^\circ$)	90° (horizontální)	90° (horizontální)	52° (variabilní)

Kromě toho, že druhy z řádu Odonata rozpoznají pomocí horizontálně polarizovaného světla odráženého od vodní hladiny vodní těleso ze značné vzdálenosti, dokáží díky němu pravděpodobně rozlišit i „tmavé“ a „světlé“ vody (Bernáth a kol., 2002, viz dále). Některé druhy vážek, jak již bylo uvedeno, mají na své habitaty silně specifické nároky, zatímco jiné druhy jsou v tomto ohledu generalisté (Corbet, 1999).

Bernáth a kol. (2002) si všimli, že určité druhy řádu Odonata upřednostňují „tmavá“ vodní tělesa před „světlými“ a naopak, jiné se zase vyskytují na obou typech vod (viz Tabulka 2). Tmavá vodní tělesa byla definována jako čirá, mělká, s tmavým substrátem. Tyto vody byly ve studii představovány rybníky v rašeliništích. Světlá vodní tělesa měla na rozdíl od těch tmavých pouze světlý substrát a byla reprezentována rybníky ve štěrkovnách. Na základě naměřených odrazově-polarizačních charakteristik těchto těles pod úhlem pohledu 20° vzhledem k horizontální ose, došli k závěru, že vážky mohou rozeznávat „tmavé“ a „světlé“ vody podle stupně polarizace odraženého světla. Světlo odrážené od světlých vodních těles vykazuje významně nižší stupeň polarizace než světlo odrážené od těch tmavých. Naopak podle intenzity nebo úhlu polarizace odraženého světla není možné pod tímto úhlem pohledu tyto vody z dálky odlišit.

Tabulka 2. Vážky obývající světlé a tmavé rybníky. Hojnost: ++ častý, + běžný, (+) řídký, - chybějící. Převzato z Bernáth a kol. (2002).

Druhy vážek	Šest světlých rybníků ve šterkovnách		Šest tmavých rybníků v rašeliništích	
	Dospělci	Exuvie	Dospělci	Exuvie
<i>Enallagma cyathigerum</i>	++	++	(+)	-
<i>Anax imperator</i>	++	++	+	(+)
<i>Libellula depressa</i>	++	++	(+)	-
<i>Orthetrum cancellatum</i>	++	++	-	-
<i>Orthetrum brunneum</i>	++	++	-	-
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	+	+	+	+
<i>Coenagrion puella</i>	++	++	++	++
<i>Aeshna cyanea</i>	++	++	++	++
<i>Libellula quadrimaculata</i>	++	++	++	++
<i>Sympetrum striolatum</i>	++	++	+	+
<i>Lestes virens</i>	-	-	++	++
<i>Lestes sponsa</i>	-	-	++	++
<i>Lestes viridis</i>	-	-	+	+
<i>Coenagrion pulchellum</i>	-	-	+	+
<i>Aeshna juncea</i>	-	-	+	+
<i>Cordulia aenea</i>	-	-	+	+
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	-	-	+	+
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	-	-	++	++
<i>Sympetrum sanguineum</i>	-	-	+	+

To, zda je určitý povrch odrážející horizontálně polarizované světlo vnímán příslušníky řádu Odonata jako voda, závisí kromě odrazově-polarizačních charakteristik tohoto povrchu nebo osvětlení zejména na jejich prahu citlivosti k polarizovanému světlu. Tento práh citlivosti k polarizovanému světlu je představován minimálním stupněm polarizace, který podněcuje u daného druhu polarotaxi (Kriska a kol., 2009). Pro druhy, které preferují světlé a mělké vody, jako například *Enallagma cyathigerum* (Bernáth a kol., 2002) by bylo logické, že budou mít nižší práh sensitivity k polarizovanému světlu. Tato vodní tělesa totiž odráží pouze slabě horizontálně polarizované světlo. Naopak druhy upřednostňující tmavá vodní tělesa, která odráží silně polarizované světlo, by měly mít tento práh vyšší. To je v souladu se zjištěním Krisky a kol. (2009). Ti stanovili prahy citlivosti k polarizovanému světlu pro *Enallagma cyathigerum* a *Ischnura elegans* v červené, modré a zelené oblasti spektra. Tento práh leží pro *E. cyathigerum* v rozmezí 0 – 17 %, pro *I. elegans* pak 6,8 – 23,5 % v závislosti na oblasti spektra.

K polarizovanému světlu odraženému od povrchu vody jsou u vážek z pochopitelných důvodů citlivé hlavně ventrální oblasti jejich očí (Corbet, 1999 podle Laughlin, 1976). Různé

druhy vážek také vnímají polarizované světlo v odlišných oblastech spektra. Nejspíše to souvisí s nároky a požadavky konkrétních druhů na habitat (Wildermuth 1998). Vážka *Hemicordulia tau* má ve ventrální oblasti očí sítnicové buňky s maximální citlivostí na polarizované světlo v UV oblasti spektra (Wildermuth, 1998 podle Laughlin, 1976). Naproti tomu druh *Sympetrum rubicundulum* má k polarizovanému světlu citlivé pouze oranžové receptorové buňky (Wildermuth, 1998 podle Meinertzhagen a kol., 1983).

4.3 Polarizované světelné znečištění a ekologické pasti

Jak již bylo uvedeno výše, vážky jsou přitahovány ke zdrojům horizontálně polarizovaného světla, které identifikují jako vodu (Wildermuth, 1998). Horizontálně polarizované světlo s vysokým stupněm polarizace však neodráží pouze voda, ale také různé umělé povrchy, vytvořené člověkem (Kriska a kol., 2009). Vážky, které pomocí horizontálně polarizovaného světla odráženého vodní hladinou rozpoznávají vhodný habitat, tak často chybně zaměňují tyto povrchy za vodu. Horváth a kol. (2009) zavedl nový termín „polarizované světelné znečištění“ („polarized light pollution“ – PLP), který se váže právě k povrchům odrážejícím vysoce horizontálně polarizované světlo. Takovéto povrchy mohou navíc pro vážky za určitých podmínek představovat ekologické pasti (Horváth a Kriska, 2008).

Termín ekologická past je uváděn v kontextu chybné volby habitatu daným živočichem. Ten je při jeho výběru závislý na signálu, který dříve korespondoval s kvalitou habitatu. Tím pádem může dojít k tomu, že si zvolí habitat, který je pro něj nevhodný, ale přesto poskytuje daný signál (Schlaepfer a kol. 2002). V případě řádu Odonata je tímto signálem právě horizontálně polarizované světlo a jeho stupeň polarizace (Horváth a kol., 1998). Ekologické pasti způsobují snížení fitness jedinců, kteří jsou jimi ošálení – u vážek může dojít v důsledku špatného výběru habitatu k jejich uhynutí (Horváth a kol. 1998) nebo nevyvinutí vajíček, které jsou naklady na nevhodný povrch a nemohou se tedy vyvíjet (Wildermuth a Horváth, 2005).

Vážky jsou přitahovány zejména k lesklým tmavým povrchům, od nichž se horizontálně polarizované světlo odráží s vysokým stupněm polarizace (Horváth a kol., 1998; Wildermuth, 1998). Takovým povrchem mohou být asfaltové cesty (Kriska a kol. 1998) nebo nádrže s ropou, jejichž vinou každoročně zahynou tisíce jedinců vážek (Horváth a Zeil, 1996; Horváth a kol. 1998, Bernáth a kol. 2001). Tyto povrchy mohou být pro vážky dokonce atraktivnější než voda,

protože mají vyšší stupeň horizontální polarizace než skutečná vodní hladina (Horváth a kol., 1998). Dalšími takovými povrchy mohou být kapoty (horizontální plochy) zejména tmavě zbarvených aut (Wildermuth a Horváth 2005, Kriska a kol. 2006).

Wildermuth a Horváth (2005) například popisují ilustrační příklad, kdy samečci vážky ploské, *Libellula depressa* vykazovali teritoriální chování nad tmavě zeleným automobilem – prováděli hlídkovací lety, pronásledovali samečky vlastního druhu. Jako posed pak využívali anténu od rádia. Ani z pohledu vlastníka auta není situace zcela nekonfliktní: vajíčka vážek, která samičky kladou na automobily, mohou totiž způsobit vážné poškození jejich laku. Obsahují totiž rezidua cysteinu a cystinu, která mohou být při zahřátí oxidována na sulfonové a sulfinické kyseliny (Stevani a kol. 2000a, 2000b).

Jinými příklady ekologických pastí z kategorie PLP jsou lesklé tmavé náhrobní kameny, kterými byly oklamány vážky rodu *Sympetrum* (Horváth a kol., 2007), černé plastové folie používané v zemědělství (Wildermuth, 1998) nebo solární panely (Horváth a kol., 2009).

5. Výběr habitatu a orientace v rámci habitatu

Aby došlo u vážek k výběru vhodného habitatu, musí příslušníci řádu Odonata vnímat kromě samotné přítomnosti vodního tělesa i další charakteristiky habitatu na jemnější škále.

Horizontálně polarizované světlo poskytuje vážkám patrně prvotní informaci o přítomnosti vodního tělesa, a tedy potencionálně vhodném habitatu již ze značné vzdálenosti, kdy ještě jiné vizuální podněty jako je tvar a plocha vodního tělesa, jeho barva, vodní rostliny na jeho hladině či pobřeží a další strukturální vlastnosti habitatu nejsou dostupné (Bernáth a kol., 2002). Jak se vážky přibližují k vodnímu habitatu, mohou na ně působit různé vizuální podněty, a to jak postupně, tak i dohromady (Bernáth a kol., 2002). To znamená, že nejdříve mohou vážky například vnímat horizontálně polarizované světlo a následně další charakteristiky habitatu, jako je třeba vegetace na hladině.

Při výběru habitatu jsou tedy důležité jeho strukturální vlastnosti a prvky. Vážka jasnoskvrnná, *Leucorrhinia pectoralis* například preferuje nádrže, jejichž hladina netvoří souvislou hladkou plochou, ale je „rozbita“ natantními či emergentními vodními rostlinami. Pokud je vegetace z hladiny odstraněna, *L. pectoralis* daný habitat opustí. Pokud jsou však na hladinu umístěny makety vegetace, dojde k jejímu opětovnému navrácení na tento habitat (Wildermuth, 1992). Podobně jsou strukturální vlastnosti habitatu důležité pro tropické vážky *Perithemis mooma* a *Orthemis discolor*. Samečci *P. mooma* při terénních experimentech bránili teritoria s vegetací plovoucí na hladině bez ohledu na výšku posedů. Na rozdíl od nich, samečci *O. discolor* preferovali spíše teritoria bez vegetace, zato s vysokými posedy. Jejich odlišné preference pravděpodobně souvisí s rozdílnými systémy páření těchto dvou vážek. Ve druhé fázi těchto experimentů byla pozorována změna preferencí *O. discolor* od teritorií bez plovoucí vegetace k teritoriím s vegetací. K tomuto posunu došlo zřejmě vlivem interspecifických interakcí s vážkou *Planiplax phoenicura* z čeledi *Libellulidae*, které jsou agresivnější než *O. discolor* (De Marco a Resende, 2004).

Wildermuth a Spinner (1991) se snažili behaviorálními terénními experimenty odhalit, které vizuální podněty ovlivňují výběr habitatu u vážky *Somatochlora arctica*. Vážkám tak byly kromě přírodních ovipozičních míst nabídnuty i jejich atrapy z lesklé černé fólie, černé bavlněné látky či tylu. Případně byly na tyto materiály umístěny skleněné střeby – ty měly napodobovat jiskřivý odraz světla od vodní hladiny. Zatímco atrapa z lesklé černé fólie (o velikosti 8 m²) se zdála být pro vážky zhruba stejně atraktivní jako přírodní ovipoziční místa (rašelinný šlenk

bez vegetace), atrapy z černé bavlněné látky či tylu atraktivní nebyly (vyvolaly slabé nebo žádné reakce). Wildermuth společně se Spinnerem shledali, že vizuálním podnětem, který vyvolává u vážek pozitivní odpovědi, jsou odrazy světla na tmavém pozadí. Mnohem spíše však bylo i v tomto případě tímto podnětem silně horizontálně polarizované světlo, které je odraženo vodní hladinou a lesklými černými povrchy (Bernáth a kol., 2001). To by zároveň vysvětlovalo i nepřitažlivost zbývajících materiálů, které jsou sice tmavé, ale matné a horizontálně polarizované světlo neodráží. Wildermuth (1987) přepokládal, že vážky mohou rozpoznávat ovipoziční místa podle jiskřivého odrazu světla od hladiny, který je zde vytvářen skleněnými střepy. To jím však v této studii nebylo potvrzeno – po umístění skleněných střepů na lesklou černou fólii nedošlo ke zvýšení pozitivních odpovědí. Zajímavým zjištěním bylo, že v jednom experimentu byla pro vážky významně přitažlivější větší ze dvou lesklých černých fólií (8 m^2 a 1 m^2), v jiném naopak vážky signifikantně upřednostňovaly plochu s menšími rozptýlenými deskami s černou fólií než jednu větší. Vzhledem k tomu, že první zmiňovaný pokus se konal v blízkosti jezírka bez vegetace a druhý na ploše s množstvím kaluží, Wildermuth a Spinner (1991) navrhli hypotézu, že u samečků *S. artica* mohou existovat dvě odlišné dispozice, odlišné sklony, které pak ovlivní upřednostňování té které atrapy konkrétním jedincem.

5.1 Koncepční jedinci jako signál

Kromě již zmíněných vizuálních podnětů a signálů, které slouží vážkám k výběru vhodného habitatu, mohou být takovým vizuálním signálem i koncepční jedinci.

Při výběru ovipozičních míst vážkou *Aergia moesta* z podřádu Zygoptera hraje velkou roli přítomnost a pozice příslušníků vlastního druhu, tedy koncepční přitažlivost. U tohoto druhu stejně jako u mnoha dalších druhů řádu Odonata jsou často pozorovány tzv. ovipoziční agregace – více párů kladoucích vajíčka na stejném místě (*Coenagrion puella* Martens, 1994; *Sympetrum vicinum* McMillan, 2000). Ovipozičním substrátem *A. moesta* jsou hlavně listy a samička klade vajíčka hlídaná samečkem držícím jí za hlavičku. Páry při terénních experimentech vykazovaly jasné preference pro listy, na nichž byly přítomny jednoduché modely párů kladoucích vajíčka, oproti listům, které byly prázdné nebo na nich byly sice páry, ale v klidové pozici. Z toho bylo usouzeno, že u tohoto šidélka volbu ovipozičního místa ovlivňuje přítomnost párů kladoucích vajíčka; vážky umí navíc jasně rozlišit mezi pozicemi,

kteřé páry zaujímají. Není to tedy pouze přítomnost konspecifických párů, které činí dané místo atraktivním, ale také jejich pozice (Byers a Eason, 2009).

Přítomnost jedinců vlastního druhu také ovlivňuje výběr posedů neboli tzv. „lookout posts“, tedy vyhlídková místa. Samečci teritoriální vážky *Perithemis tenera* odpovídají na polohu jiných konspecifických samečků změnou výběru bidýlka. Čím blíže jsou si ovipoziční místa, která brání dva sousedé, tím větší je vzdálenost mezi jejich posedy vzhledem ke vzdálenosti těchto ovipozičních míst. Tímto chováním mohou zredukovat střety se svými sousedy (Switzer a Walters, 1999). Samečci vážky tmavoskvrnné, *Leucorrhinia rubicunda* také odpovídají na interakce se svými sousedy změnou bidýlka – jeho umístění (Pajunen, 1966).

5.2 Landmarks

K orientaci v prostoru, a tedy v rámci habitatu, mohou být různými živočichy využity výrazné, nápadné prvky v krajině – landmarks (přirozeně se v ní vyskytující či zhotovené člověkem). Tyto prvky mohou být vytvořeny i samotnými živočichy – příkladem jsou pachové stopy (Heap a kol., 2012).

5.2.1 Role landmarks v orientaci hmyzu

Některé druhy hmyzu používají vizuální landmarks (značky) k lokalizaci svého hnízda nebo zdroje potravy, platí to zejména pro příslušníky řádu Hymenoptera. U řady druhů blanokřídlých byl testován vliv takovýchto landmarks vyskytujících se v blízkosti hnízda, jejich úprav a dalších manipulací s nimi na úspěch tohoto hmyzu při jeho hledání. Jedním z prvních, které tyto terénní experimenty prováděl, byl Tinbergen, a to například se samotářskou vosou *Philantus triangulum* (Tinbergen, 1932). Změna pozice značek v blízkosti hnízda vede často k tomu, že hmyz hledá hnízdo na místech odpovídajícím novému umístění těchto orientačních bodů jako právě u *P. triangulum* (Tinbergen, 1932). Úpravou značek (odstranění, přemístění apod.) dochází většinou k tomu, že hmyzu trvá nalezení správného hnízda o něco déle než za normálních okolností (Fauria a Campan, 1998; Fauria a kol., 2004).

Brünnert a kol. (1994) prováděli pokusy se dvěma druhy včel, které hnízdí v zemi, a to s *Lasioglossum malachurum* a *Dasypoda hirtipes*. Včely se naučily spojovat umělou značku válcovitého tvaru s umístěním hnízda, tedy s jeho vzdáleností od značky. Posléze byly tyto značky nahrazeny značkami odlišných velikostí. Tím došlo k rozporu mezi úhlovou velikostí

objektu, která byla pozorována včelami během tréninku a jeho vzdáleností od hnízda. Včely stále hledaly své hnízdo v takové vzdálenosti od značek, kterou se naučily během tréninku. Tyto včely tak pravděpodobně neodhadují vzdálenost na základě úhlové velikosti objektu, v tomto případě tedy značky. Autoři se domnívají, že spíše využívají signály odvozené od zdánlivé rychlosti obrazu pohybujícího se na jejich sítnici, tedy pohybové parallaxy, k čemuž došli Fauria a kol. (2004).

Na základě terénních experimentů, které prováděli Fauria a Campan (1998) se dvěma druhy vos z čeledi *Megachilidae*, usoudili, že včely zcela jistě používají i jiné landmarks než ty v nejbližším okolí hnízda. V těchto pokusech byly kolem hnízd těchto druhů umístovány různé kombinace geometrických útvarů, které byly posléze upravovány. Tyto úpravy však měly jen slabý vliv na dobu hledání a úspěšné nalezení hnízda.

Tuto hypotézu otestovali na jiném druhu včely patřící do čeledi *Megachilidae*, a to na čalounici vojtěškové, *Megachile rotundata* (Fauria a kol., 2004). Stejně jako v předchozí studii, měly úpravy geometrických útvarů (výměna sestav geometrických tvarů mezi sousedními hnízdními bloky či odstranění různého počtu tvarů z původní sestavy) malý vliv na rychlé nalezení správného hnízda, i když došlo u včel díky těmto úpravám k určitému zaváhání a hledání jim trvalo déle. Mnohem větší vliv na výkony čalounic při hledání hnízd měly manipulace s hranami hnízdních bloků a kovových plátů, na které byly tyto bloky připevněny. Čím byly „nové“ hrany dále od hnízda, tím hůře včely své hnízdo nacházely a narůstal počet ztracených včel. Včely se tak pravděpodobně naučí vzdálenosti různých hran od svého hnízda, které mají různou významnost vzhledem ke své vzdálenosti od hnízda. K podobnému závěru, že včely (rod *Apis*) přiřazují odlišnou váhu značkám v závislosti na jejich vzdálenosti od cíle – zdroje sacharózy, došli ve své studii i Cheng a kol. (1987).

Další studie zjišťovala roli značek v odhadování vzdálenosti k cíli, krmítek s roztokem sacharózy, včelami medonosnými, *Apis mellifera*. Cíl je v jejich paměti vymezený třemi signály, a to jeho vzdáleností od úlu, značkami, které danému cíli předcházejí a značkami označujícími cíl (Chittka a kol., 1995). Důležitý je také počet značek, které se nacházejí mezi úlem a krmítkem. Pokud se změnil počet značek (stanů) mezi úlem a krmítkem, než na jaký byly včely trénovány, signifikantně více včel přistálo v jiné vzdálenosti od úlu, než se nacházelo krmítko – pokud jich mezi úlem a krmítkem bylo méně, včely létaly dále, pokud více, přistály v kratší vzdálenosti. Toto chování bylo Chittkou a Geigerem (1995) označeno jako protocounting.

5.2.2 Role landmarks v orientaci vážek

Mnoho teritoriálních živočichů používá prvky, které se přirozeně vyskytují v rámci jejich habitatu, k vymezení hranic svého teritoria (Eason a kol., 1999). Landmarks stejně tak využívá k vytyčení hranic teritoria i hmyz, konkrétně některé teritoriální druhy z řádu Odonata jako vážka široká, *Leucorrhinia caudalis* (Eason a Switzer, 2006 podle Pajunen, 1964).

Zatímco u určitých druhů vážek jsou hranice teritorií ustaveny na místě, kde dojde k setkání dvou samečků, u jiných, jako právě u *L. caudalis*, jsou hranice teritorií vytyčeny pomocí vizuálních značek a oba sousedící samečci se naučí rozpoznávat konkrétní značku jako hranici (Eason a Switzer, 2006 podle Pajunen, 1964). Reinhardt (2006) shledal při pozorování říční teritoriální vážky *Macromia illinoiensis* na toku, že se samečci vyhýbají stínu. Při následném pokusu došel k závěru, že pro samečky tohoto druhu je přechod slunce-stín signálem, který jim poskytuje informaci o hranici jejich teritoria. Nicméně nevyloučil jiné příčiny, které mohly vyhýbání se stínu u samečků *M. illinoiensis* způsobit – např. termoregulační. Terénní experimenty s jedinci druhu *Tramea lacerata* zase ukázaly, že pokud jim jsou poskytnuty uměle vytvořené orientační body (landmarks), jedinci mnohem častěji umisťují hranice svého teritoria právě k nim, a to i když se jednalo o landmarks, které nezabraňovaly pohybu (Lojewski a Switzer, 2015).

Samečci teritoriálních vážek provádí ve svém teritoriu tzv. hlídkovací lety, které slouží k bránění teritoria před jinými samečkami vlastního druhu a zároveň k zachycení samiček, se kterými by se mohli pářit (Corbet, 1999). Při těchto letech se samečci otáčejí právě na hranicích svého teritoria. Samečci se často otáčejí právě před orientačními body nebo přímo na nich, a to bez interakce s jinými samečkami. To ukazuje, že samečci těchto druhů vážek vymezují hranice svých teritorií na základě jiných podnětů, než jsou právě konspecifictí samečci (Reinhardt, 2006; Lojewski a Switzer, 2015). Zdá se tedy, že hranice teritoria tedy nejsou v tomto případě vymezeny interakcemi (setkáním) s dalším samcem, jak bylo navrženo pro vážku čtyřskvrnnou, *Libellula quadrimaculata* (Davies a Houston, 1984).

Na rozdíl od ostatních studií, které spojovaly využití landmarks k definování hranic teritoria se snížením nákladů na jeho obranu (např. Eason a kol., 1999), Lojewski a Switzer (2015) k takovému závěru nedošli. Navrhli, že landmarks snižují náklady pouze při ustavování teritoria, nikoliv však při jeho udržování či že landmarks nemusí snižovat náklady, ale naopak

zvyšovat přínosy - jako součást prostorového referenčního systému mohou pomáhat samečkům při efektivním hledání samic.

Kromě vážek bylo použití landmarks či značek k vymezení hranic teritoria dokumentováno i u vosy *Sphecius speciosus*, které byly jako vizuální značky poskytnuty dřevěné kolíky (Eason a kol., 1999).

U říčních druhů vážek, které nejsou teritoriální (např. čeled' *Cordulegastridae*), mohou landmarks sloužit k orientaci, a to podél toků. Pokud by se totiž orientovaly pouze podle horizontálně polarizovaného světla, letěly by pořád dále – protože signál o přítomnosti vody by byl neustále přítomen. To by však mohlo být neefektivní při hledání samic. Ke své orientaci by však mohly využít nápadné prvky krajiny jako např. mosty. Mosty představují optickou bariéru třeba pro jepice *Palingenia longicauda*, které létají proti proudu řeky – u mostu se otočí a letí zpět, nepřeletí ho (Málnás a kol., 2011). Jestliže by je tedy vážky využívaly k orientaci, nelétaly by tak podél celého toku a hledání samic by se stalo efektivnějším, protože by se například omezilo jen na místa jejich vyššího výskytu.

5.3 Detekce teritoriálních vetřelců

Pro teritoriální druhy řádu Odonata je důležité včas detekovat vetřelce – náklady na obranu teritoria jsou vyšší, pokud nejsou vetřelci rychle detekováni, a stejně tak dochází při pomalé detekci vetřelce ke snížení zisků z teritoria, protože tito vetřelci z něj mohou krást zdroje (Switzer a Eason, 2000).

Obecně platí, že ty skupiny hmyzu, do nichž patří mnoho teritoriálních druhů, jako jsou právě Odonata, také dosahují vysoké ostrosti vidění (Switzer a Eason, 2000). U některých druhů z těchto skupin se ukázalo, že si jedinci vybírají spíše ta teritoria, kde je vysoká viditelnost a mohou tedy snáze zaznamenat vetřelce, jako například vážka široká, *Leucorrhinia caudalis* (Eason a Stamps, 1992 podle Pajunen, 1964).

Významný vliv na schopnost detekovat vetřelce (příslušníky vlastního druhu) rezidentními samečkami řádu Odonata má úhel, pod kterým se invadující jedinci přibližují (vzhledem k ose těla rezidentního jedince), a stejně tak pozadí, na kterém jsou spatřeni. Samečci vážky *Perithemis tenera* zaznamenali vetřelce na větší vzdálenost (tzn., vzlétli a začali jej pronásledovat), pokud se přibližovali pod úhlem 0° - 45° , tzn. přímo proti nim. Vetřelci byli také zaznamenáni na větší vzdálenost, pokud za nimi byla vegetace, která od nich (vetřelců) byla dále

než 5 m, než když bylo pozadí tvořeno blízkou vegetací ve vzdálenosti menší než 0,5 m (Switzer a Eason, 2000).

Zajímavým zjištěním bylo, že nejčastějším typem vniknutí na do teritoria jiného samečka byl právě ten, který byl rezidentními samečkami také nejpohotověji odhalen – tedy ten, kdy vetřelci letěli přímo proti rezidentním samečkům. Switzer a Eason (2000) navrhli několik možných vysvětlení tohoto jevu. Vetřelci mohou například přilétat z předvídatelných směrů (v tomto případě ze směru od rybníka), a proto samečci zaujímají polohu čelem k tomuto směru. Dalším možným důvodem je, že z tohoto směru mohou nejčastěji přilétat samičky.

Teritoriální druhy vážek detekují jako vetřelce příslušníky vlastního druhu (samce i samičky), které následně pronásledují. Kromě toho byly zaznamenány případy, kdy samečci těchto druhů vážek pronásledovali heterospecifické jedince. Samečci již zmíněné vážky *Perithemis tenera* pronásledovali kromě konspecifických jedinců i ovády (*Tabanus spp.*) a motýly druhu *Ancyloxypha numitor*. Tyto druhy se podobají jedincům *Perithemis tenera* v několika charakteristikách jako je délka těla, zbarvení a výška letu. Tyto charakteristiky mohou být použity k právě k rozpoznání konspecifických jedinců *P. tenera*. Na základě toho bylo shledáno, že samečci *P. tenera* chybně identifikují jedince ovády a motýly *Ancyloxypha numitor* jako konspecifické (Schultz a Switzer, 2001).

5.4 Výběr a pronásledování kořisti

Důležitou součástí orientace vážek v prostoru (habitatu) je správný výběr kořisti a její pronásledování. Faktory, které výběr kořisti u řádu Odonata ovlivňují, jsou popsány níže.

Vážky jsou vizuálními predátory, jejich potravou je létající hmyz, a to zejména jedinci z řádu Diptera (Corbet, 1999). Jejich pozoruhodné vizuální dispozice, jimiž jsou velké složené oči s tisíci ommatidii (Corbet, 1999) či vysoká ostrost vidění (Land, 1997), jim umožňují vysokou míru úspěšnosti při chytání kořisti za letu. Ta dosahuje hodnoty až 97 % (Olberg a kol., 2000).

Druhy řádu Odonata můžeme rozdělit na dvě skupiny, a to na tzv. „fliers“ a „perchers“. „Fliers“ létají neustále a kořist chytají tedy za letu, zatímco „perchers“ se usazují na vegetaci či jinam a občas vzlétají, aby zachytili kořist – uplatňují tedy vyčkávací strategii. Ke své kořisti se oba typy vážek přibližují zespodu. Když jsou dostatečně blízko, nakloní se směrem nahoru a následně kořist polapí pomocí svých roztažených nohou (Olberg a kol., 2000).

Studie ukazují, že důležitým faktorem při výběru kořisti je pro vážky její velikost (Olberg a kol., 2005; Rashed a kol., 2005). Olberg a kol. (2005) zjistil, že vážky patřící právě mezi „perchers“ vykazují preference k určité absolutní velikosti kořisti, v tomto případě skleněnému korálku, jenž měl průměr od 0,5 mm do 8 mm, které jim byly prezentovány z různé vzdálenosti. *Libellula luctuosa* upřednostňovala korálky s větším průměrem (2,5 mm), *Sympetrum vicinum* upřednostňovalo korálky s menším průměrem (1,8 mm) – to koresponduje i s jeho menší velikostí oproti *L. luctuosa*. Oba druhy odmítly ty nabízené korálky, které byly větší nebo stejně velké jako jejich hlava. Preference vážek směrem k menší kořisti zaznamenal také Rashed a kol. (2005).

Absolutní velikost kořisti může být určena pouze díky znalosti její vzdálenosti. Z toho autoři usoudili, že vážky umí odhadnout vzdálenost ke své potenciální kořisti. Mechanismus, pomocí něhož jsou toho schopny, není zatím známý. Olberg a kol. (2005) však předpokládá, že je v něm zahrnuto prostorové vidění (stereopse) a také pohybová paralaxa, která je vytvářena pohyby hlavy.

Vážky si kořist nemusí vybírat pouze na základě její velikosti, ale také jejího zbarvení a barevného vzoru. Kauppinen a Mappes (2003) zkoumali, zda se vážky (*Aeschna grandis*) vyhýbají napadnutí vos kvůli jejich aposematickému zbarvení a zda tento barevný vzor může jiné skupiny hmyzu ochránit před útoky vážek. Zatímco tyto autoři došli k závěru, že ano, Rashed a kol. (2005), který do své studie zahrnul více druhů z řádu Odonata, usoudil, že nikoliv. Nicméně protože se vážky jasně vyhýbaly útoku na vosy, bylo navrženo, že kromě zbarvení a vzoru, může vážky odrazovat i jiný signál, jako je tvar těla (Kauppinen a Mappes, 2003).

6. Migrace

Některé druhy řádu Odonata každoročně migrují. Během své migrace, kdy se přesouvají z jednoho habitatu na jiný, vzdálený habitat, se potřebují umět orientovat, aby dorazily na správné místo. Prvky a mechanismy pomocí nichž se vážky orientují, jsou popsány níže.

Migrace u řádu Odonata znamená prostorové přemístění buď části anebo celé populace daného druhu. Vážky při tomto přemístění opouštějí místo, habitat, kde došlo k jejich vzniku, a přesouvají se na nový habitat. Zde pak probíhá jejich reprodukce (Corbet, 1999).

U vážek rozeznáváme migraci obligátní a migraci fakultativní, přičemž obligátní migrace stejně slouží k vyhnutí se nepříznivým podmínkám – tedy zimě a suchu.

Na rozdíl od krátkých běžných letů („trivial flights“; Corbet, 1999 podle Johnson, 1969), které slouží vážkám k přemísťování v rámci habitatu například při hledání potravy, reprodukci atp., musí vážky během migrace překonat desítky až tisíce kilometrů (Corbet, 1999). Vážky při běžných letech létají ve výšce jen několik metrů nad zemí v tzv. hraniční letové hladině („flight boundary layer“), kde je rychlost pohybu vzduchu menší než rychlost jejich letu a mohou se orientovat podle země (Corbet, 1999 podle Taylor, 1958). Při migraci však mohou létat jak v rámci této vrstvy, tak i nad ní (Corbet, 1999).

Pokud vážky migrují v rámci hraniční letové vrstvy, orientují se podle lineárních vizuálních vodítek (landmarks), která se nacházejí na zemi (Corbet, 1999). Takovými optickými vodítky jsou například železniční tratě, kanály, cesty či silnice, podle nichž se při své migraci orientuje vážka čtyřskvrnná, *Libellula quadrimaculata* (Dumont a Hinnekint, 1973). Podobně se podle těchto výrazných prvků přeskupují hejna šídla hnědé, *Hemianax ephippiger* (Corbet, 1999 podle Dumont, 1977). Někdy vážky při své migraci sledují také pobřeží (např. Dumont, 1964).

Odonata někdy migrují a udržují určitý směr bez ohledu na vizuální vodítka nebo převládající směr větru - jako v případě migrujících *H. ephippiger* (Corbet, 1984). Pro svou navigaci používají tito migranti mechanismus časově kompenzovaného slunečního kompasu stejně jako někteří ptáci či některý hmyz. Solární azimut určují nejspíše na základě roviny polarizace světla (shrnutí Corbet, 1999). Dalším mechanismem, který nelze z orientace vyloučit, je orientace podle magnetického pole, podle něhož se pravděpodobně orientuje například monarcha stěhovavý, *Danaus plexippus* (Guerra a kol., 2014), a ke kterému mohou být vážky taktéž citlivé (Corbet, 1999).

U vážek, stejně jako u migrujících ptáků byl pozorováno vyhýbání se přeletu velkých vodních ploch (Corbet 1999 podle Shannon, 1935). Takové chování bylo zaznamenáno například u *Pantala flavescens* (Corbet, 1962) nebo *Anax junius* (Wikelski a kol., 2006). Z tohoto důvodu se Corbet (1999) domnívá, že zmíněné sledování linie pobřeží během migrace může být u vážek výsledkem kompromisu mezi směrem, který je vnitřně daný, a tímto odporem k překonávání velkých vodních ploch. I přesto se mezi vážkami najdou takoví migranti, kteří velké vodní plochy překonat musí. *P. flavescens* migruje na podzim přes západní Indický oceán z Indie do východní Afriky a na jaře zpět (Anderson, 2009).

7. Čich

Protože se vážky primárně orientují pomocí zraku, nebyla vědci věnována dlouhou dobu pozornost žádnému jinému smyslu. Nedávné výzkumy však ukazují, že v orientaci řádu Odonata mohou hrát roli i jiné smysly než zrak, a to například právě čich (Piersanti a kol., 2014).

Odonata byla dlouhou dobu považována za anosmická – neuroanatomické studie ukázaly, že mozek vážek postrádá glomerulární antenální laloky – tyto glomerulární antenální laloky jsou totiž spojeny s vnímáním pachů u skupiny Neoptera (Strausfeld a kol., 1998; Farris, 2005). Dalším důvodem, který vedl k tomuto přesvědčení, byly redukované antény vážek. Právě na anténách je totiž u hmyzu přítomna čichová senzila (Rebora a kol., 2012).

Skenovací a transmisní elektronová mikroskopie však odhalila přítomnost coelonické senzily na lateroventrální straně antén vážek, a to nejdříve u vážky ploské, *Libellula depressa* (Rebora a kol., 2008) a následně u několika čeledí řádu Odonata, patřících jak mezi Anisoptera, tak mezi Zygoptera (Rebora a kol., 2009; Piersanti a kol., 2010). Rebora a kol. (2012) stimuloval antény vážky ploské, *Libellula depressa*, pachy z různých tříd organických sloučenin. Pomocí elektroantenogramu ukázal, že různé pachy podněcují depolarizační odpovědi v anténách *L. depressa* a také v jejích anténách použitím SCR („single cell recordings“) jako první prokázal přítomnost čichových neuronů. Piersanti a kol. (2013) prokázal zase přítomnost čichových neuronů v anténách šidélka většího, *Ischnura elegans*. Výsledky těchto elektrofyziologických studií (šetření) také velmi silně podpořily čichovou funkci coelonické senzily.

Neuroanatomická studie z nedávné doby navíc předpokládá, že Odonata mohou vnímat určité pachy, i když nemají glomerulární, ale aglomerulární antenální laloky (Rebora a kol., 2013).

Doposud však nebyla u vážek známa biologická role antenální čichové senzily – elektrofyziologická aktivita totiž nemusí nutně znamenat aktivitu behaviorální (Piersanti a kol., 2014). Piersanti a kol. (2014) na základě behaviorálních testů ukázal, že *I. elegans* je přitahována pachy, které jsou vydávány kořisti – v tomto případě octomilkou *Drosophila melanogaster*. Užitím SCR došlo také k prokázání senzitivity antenální čichové senzily k pachům kořisti. Využití čichu při lokalizaci kořisti je tedy jeho první prokázanou biologickou rolí.

Je možné, že čich může být důležitý nejen při hledání kořisti, ale například i při páření. Vážky totiž mohou být přitahovány pachy, které jsou vydávány vhodným potencionálním partnerem.

8. Závěrečné shrnutí

Vážky jako vizuální predátoři se v prostoru orientují zejména pomocí zraku (Corbet, 1999). Jejich zorné pole, které je téměř 360° (Corbet, 1999), a velmi malé interommatidiální úhly mezi jednotlivými ommatidii, jim umožňují detekovat objekty na poměrně velké vzdálenosti (Land, 1997). V poslední době se zjišťuje, že kromě zraku mohou být pro orientaci vážek důležité i další smysly, jako například čich. Piersanti a kol. (2014) zjistil, že *Ischnura elegans* je přitahována pachy, které jsou vydávány kořistí.

I přesto zůstává pro druhů řádu Odonata nejdůležitějším smyslem zrak. Hlavním vizuálním podnětem, podle kterého se vážky orientují na malých a středních prostorových škálách, je horizontálně polarizované světlo odrážené vodní hladinou. To vážkám signalizuje přítomnost vody, a tedy potencionálně vhodného habitatu (Wildermuth, 1998). Různá vodní tělesa mají různé odrazově-polarizační charakteristiky, které příslušníky řádu Odonata informují o kvalitě takového habitatu. Na základě těchto signálů se vážky dokáží orientovat již ze značné vzdálenosti (Bernáth a kol., 2002; Horváth a Kriska, 2008). Vážky však musí vnímat i další charakteristiky habitatu, a to na jemnější škále, aby došlo k jeho správnému výběru. Takovými charakteristikami jsou například tvar a plocha vodního tělesa, jeho barva, vodní rostliny na jeho hladině nebo na pobřeží, které nejsou pro vážky rozpoznatelné z takové vzdálenosti jako horizontálně polarizované světlo (Bernáth a kol., 2002).

K orientaci v prostoru využívají vážky kromě horizontálně polarizovaného světla pravděpodobně také landmarks. Na rozdíl od řádu Hymenoptera, je u vážek, tedy řádu Odonata, zatím popsáno jen několik případů využití těchto výrazných, nápadných prvků vyskytujících se přirozeně v krajině či zhotovených člověkem. Reinhardt (2006) popisuje využití hranice slunce-stín jako hranice teritoria samečky říční teritoriální vážky *Macromia illinoensis*. Nicméně Reinhardt nevyloučil i jiné příčiny, které by mohly způsobit vyhýbání se stínu samečky *M. illinoensis*. Samečci vážky *Tramea lacerata* pak v terénním experimentu zase ustavovali hranice svých teritorií na uměle vytvořených landmarks častěji než jinde. Ne všichni jedinci však poskytnuté značky využili (Lojewski a Switzer, 2015). Role landmarks při vymezování a ustavování teritoria samečky vážek by si tak rozhodně zasloužila další zkoumání.

Během migrace vážek byla taktéž pozorována jejich orientace podle landmarks – lineárních vizuálních vodítek, jakými jsou železniční tratě, kanály, cesty a silnice (Dumont a Hinnekint, 1973). K navigaci během migrace mohou vážky používat také mechanismus časově

kompenzovaného slunečního kompasu (Corbet, 1999). Corbet (1999) nevylučuje ani orientaci vážek podle magnetického pole.

Úplně neprozkoumanou oblastí je role landmarks v orientaci neteritoriálních říčních vážek. Pokud by se tyto vážky orientovaly pouze podle horizontálně polarizovaného světla, mělo by to vést k tomu, že by letěly stále dál podél toku. To by však vedlo k častému opouštění vhodného habitatu a k neefektivnosti při hledání samiček. Jestliže by však využívaly nějakého druhu landmarks (mosty, padlé kmeny přes řeku), létaly by pouze v určitých oblastech toku, na které by se omezilo i hledání samiček. Právě orientací neteritoriálních říčních vážek, zejména využitím landmarks v jejich orientaci se budu zabývat ve své diplomové práci. Zkoumaným druhem bude v tomto případě páskovec kroužkovaný, *Cordulegaster boltonii*.

9. Seznam literatury

- Anderson R.C. (2009) Do dragonflies migrate across the western Indian Ocean? *Journal of tropical Ecology*, **25**, 347-358.
- Bernáth B., Szedenics G., Molnár G., Kriska G., Horváth G. (2001) Visual ecological impact of shiny black anthropogenic products on aquatic insect: oil reservoirs and plastic sheets as polarized traps for insects associated with water. *Archives of Nature Conservation and Landscape Research*, **40**, 89-109.
- Bernáth B., Szedenics G., Wildermuth H. & Horvath G. (2002) How can dragonflies discern bright and dark waters from a distance? The degree of polarisation of reflected light as a possible cue for dragonfly habitat selection. *Freshwater Biology* **47**, 1707–1719.
- Brauckmann C. & Zessin W. (1989) Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera (Insecta, Odonata). *Deutsches Entomologische Zeitung (Neue Folge)*, **36**, 177-215.
- Brünnert U., Kelber A. & Zeil J. (1994) Ground nesting bees determine the location of their nest relative to a landmark by other than angular size cues. *Journal of Comparative Physiology A*, **175**, 363-369.
- Bybee S.M., Johnson K.K., Gering E.J., Whiting M.F. & Crandall K.A. (2012) All the better to see you with: a review of odonate color vision with transcriptomic insight into the odonate eye. *Organisms Diversity & Evolution*, **12**, 241–250.
- Byers C.J. & Eason P.K. (2009) Conspecifics and Their Posture Influence Site Choice and Oviposition in the Damselfly *Argia moesta*. *Ethology*, **115**, 721–730.
- Carpenter F.M. (1992) *Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part R. Arthropoda 4, Volume 3,4: Superclass Hexapoda*. Geological Survey of America, Boulder, Colorado, University of Kansas, Lawrence, Kansas, pp.655.
- Corbet P.S. (1962) *A biology of dragonflies*. Witherby, London, pp.247.
- Corbet P.S. (1984) Orientation and reproductive condition of migrating dragonflies (Anisoptera). *Odonatologica*, **10**, 179-187.
- Corbet P.S. (1999) *Dragonflies. Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Martins, Great Horkesley, Colchester, Essex, pp.829.
- Corbet P.S. & Brooks S. (2008) *Dragonflies*. Collins, London, pp.480.
- Coulson K.L. (1988) *Polarization and Intensity of Light in the Atmosphere*. A. Deepak Publishing, Hampton, pp.596.
- Davies N.B. & Houston A.I. (1984) Territory economics. In Krebs J.R. & Davies N.B. (eds.) *Behavioral ecology: an evolutionary approach*, pp. 148-169. Blackwell, Oxford.
- De Marco P.Jr. & Resende D.C. (2004) Cues for Territory Choice in Two Tropical Dragonflies. *Neotropical Entomology*, **33**, 397-401.
- Dumont H.J. (1964) Note on a migration of the dragonfly *Libellula quadrimaculata* L. in the north of France. *Bull. Ann. Soc. Roy. Entomol. Belg.*, **100**, 177-181.

- Dumont H.J. (1977) On migrations of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) and *Tramea basilaris* (P. de Beauvois) in west and north-west Africa in the winter of 1975/1976 (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). *Odonatologica*, **6**, 13-17.
- Dumont H.J. & Hinnekint B.O.N. (1973) Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis. *Odonatologica*, **20**, 45-51.
- Eason P.K., Cobbs G. & Trinca K. (1999) The use of landmarks to define territorial boundaries. *Animal behaviour*, **58**, 85–91.
- Eason P.K. & Stamps J.A. (1992) The effect of visibility on territory size and shape. *Behavioral Ecology*, **3**, 166-172.
- Eason P.K. & Switzer P.V. (2006) Spatial Learning in Dragonflies. *Journal of Comparative Psychology*, **19**, 268-281.
- Farris S.M. (2005) Evolution of insect mushroom bodies: old clues, new insights. *Arthropod Structure and Development*, **34**, 211-234.
- Fauria K. & Campan R. (1998) Do solitary bees *Osmia cornuta* Latr. and *Osmia lignaria* Cresson use proximal visual cues to localize their nest? *Journal of Insect Behavior*, **11**, 649-669.
- Fauria K., Campan R. & Grimal A. (2004) Visual marks learned by the solitary bee *Megachile rotundata* for localizing its nest. *Animal Behaviour*, **67**, 523-530.
- Ferris G. & Rudolf V.H.W. (2007) Responses of larval dragonflies to conspecific and heterospecific predator cues. *Ecological Entomology*, **32**, 283-288.
- Frisch K. von (1949) Die Polarization Himmelslichtes als orientierender Faktor bei Tänzen der Biene. *Experientia*, **5**, 142-148.
- Futahashi R., Kawahara-Miki R., Kinoshita M., Yoshitake K., Yajima S., Arikawa K., et al. (2015) Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**, E1247–E1256.
- Guerra, P.A., Gegear R.J. & Reppert S.M. (2014) A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nature Communications*, **5**, 4164.
- Heap S., Byrne P. & Stuart-Fox D. (2012) The adoption of landmarks for territorial boundaries. *Animal Behaviour*, **83**, 871-878.
- Horváth G. (1995) Reflection-polarization patterns at flat water surfaces and their relevance for insect polarization vision. *Journal of Theoretical Biology*, **175**, 27–37.
- Horváth G., Bernáth B. & Molnár G. (1998) Dragonflies Find Crude Oil Visually More Attractive than Water: Multiple-Choice Experiments on Dragonfly Polarotaxis. *Naturwissenschaften*, **85**, 292–297.
- Horváth G. & Kriska G. (2008) Polarization vision in aquatic insects and ecological traps for polarotactic insects. In Lancaster J. & Briers R.A. (eds.) *Aquatic Insects: Challenges to Populations*, pp. 204-229. CAB International, Oxfordshire.

- Horváth G., Kriska G., Malik P. & Robertson B. (2009) Polarized light pollution: a new kind of ecological photopollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7**, 317–325.
- Horváth G., Malik P., Kriska G. & Wildermuth H. (2007) Ecological traps for dragonflies in a cemetery: the attraction of *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae) by horizontally polarizing black gravestones. *Freshwater Biology*, **52**, 1700–1709.
- Horváth G. & Zeil J. (1996) Kuwait oil lakes as insect traps. *Nature*, **379**, 303–304.
- Cheng K., Collett T.S., Pickhard A. & Wehner R. (1987) The use of visual landmarks by honeybees: bees weight landmarks according to their distance from the goal. *Journal of Comparative Physiology A*, **161**, 469–475.
- Chittka L. & Geiger K. (1995) Can honey bees count landmarks? *Animal Behaviour*, **49**, 159–164.
- Chittka L., Geiger K. & Kunze J. (1995) The influences of landmarks on distance estimation of honey bees. *Animal Behaviour*, **50**, 23–31.
- Chivers D.P., Wisenden B.D. & Smith R.J.F. (1996) Damselfly larvae learn to recognize predators from chemical cues in the predator's diet. *Animal Behaviour*, **52**, 315–320.
- Jerlov N.G. (1968) *Optical Oceanography*. Elsevier, Amsterdam, pp.194.
- Johnson C.G. (1969) *Migration and dispersal of insects by flight*. Methuen, London, pp.763.
- Kauppinen J. & Mappes J. (2003) Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata: *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour*, **66**, 505–511.
- Können G.P. (1985) *Polarized Light in Nature*. Cambridge University Press, Cambridge, pp.172.
- Kriska G., Bernath B. & Farkas R. (2009) Degrees of polarization of reflected light eliciting polarotaxis in dragonflies (Odonata), mayflies (Ephemeroptera) and tabanid flies (Tabanidae). *Journal of Insect Physiology*, **55**, 1167–1173.
- Kriska G., Csabai Z., Boda P., Malik P. & Horváth G. (2006) Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarization signals. *Proceedings of the Royal Society*, **273**, 1667–1671.
- Kriska G., Horváth G. & Andrikovics S. (1998) Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology*, **201**, 2273–2286.
- Land M.F. (1989) Variations in the structure and design of compound eyes. In Stavenga D.G. & Hardie R.C. (eds.) *Facets of vision*, pp. 90–111. Springer-Verlag, Berlin.
- Land M.F. (1997) Visual acuity in insects. *Annual review of entomology*, **42**, 147–177.
- Land M.F. & Nilsson D.E. (2002) *Animal eyes*. Oxford University Press, Oxford, pp.221.
- Lane N. (2002) The big O. *New Scientist*, **2002**, 41–3.
- Laughlin S. (1976) The Sensitivities of Dragonfly Photoreceptors and the Voltage Gain of Transduction. *Journal of Comparative Physiology A*, **111**, 221–247.

- Lojewski J.A. & Switzer P. V. (2015) The role of landmarks in territory maintenance by the black saddlebags dragonfly, *Tramea lacerata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **69**, 347–355.
- Málnás K., Polyák L., Prill É., Hedegüs R., Kriska G., Dévai G., Horváth G. & Lengyel S. (2011) Bridges as optical barriers and population disruptors for the mayfly *Palingenia longicauda*: an overlooked threat to freshwater biodiversity? *Journal of Insect Conservation*, **15**, 823–832.
- Martens A. (1994): Field experiments on aggregation behaviour and oviposition in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Adv. Odonatol.*, **6**, 49–58.
- McGuffin M.A. & Baker R.L. (2012) Larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae) Respond to Visual Cues of Predator Presence. *Journal of Insect Behavior*, **25**, 143–154.
- McMillan V.E. (2000): Aggregating behavior during oviposition in the dragonfly *Sympetrum vicinum* (Hagen) (Odonata: Libellulidae). *Am. Midl. Nat.*, **144**, 11–18.
- Meinertzhagen I.A., Menzel R. & Kahle G. (1983) The identification of spectral receptor types in the retina and lamina of the dragonfly *Sympetrum rubicundulum*. *Journal of Comparative Physiology A*, **151**, 295–310.
- Mortensen L. & Richardson J. M .L. (2008) Effects of Chemical Cues on Foraging in Damselfly Larvae, *Enallagma antennatum*. *Journal of Insect Behavior*, **21**, 285–295.
- Olberg R.M., Worthington A.H. & Venator K.R. (2000) Prey pursuit and interception in dragonflies. *Journal of Comparative Physiology A*, **186**, 155–162.
- Olberg R.M., Worthington A.H., Fox J.L., Bessette C.E. & Loosemore M.P. (2005) Prey size selection and distance estimation in foraging adult dragonflies. *Journal of Comparative Physiology A*, **191**, 791–797.
- Pajunen V.I. (1964) Aggressive behaviour in *Leucorrhinia caudalis* Charp. (Odon., Libellulidae). *Annales zoologici Fennici*, **1**, 357–369.
- Pajunen V.I. (1966) The influence of population density on the territorial behaviour of *Leucorrhinia rubicunda* L. (Odon. Libellulidae). *Annales Zoologici Fennici*, **3**, 40–52.
- Piersanti S., Frati F., Rebora M., Conti E., Gaino E. & Salerno G. (2013) Olfaction in dragonflies: an electrophysiological screening on the antennae of *Libellula depressa* and *Ischnura elegans*. *Proceedings of International Congress of Odonatology*, Freising, Bavaria, pp 59.
- Piersanti S., Frati F., Conti E., Gaino E., Rebora M. & Salerno G. (2014) First evidence of the use of olfaction in Odonata behaviour. *Journal of Insect Physiology*, **62**, 26–31.
- Piersanti S., Rebora M. & Gaino E. (2010) A scanning electron microscope study of the antennal sensilla in adult Zygoptera. *Odonatologica*, **39**, 235–241.
- Rashed A., Beatty C.D., Forbes M.R. & Sherratt T.N. (2005) Prey selection by dragonflies in relation to prey size and wasp-like colours and patterns. *Animal Behaviour*, **70**, 1195–1202.
- Rebora M., Dell’Otto A., Rybak J., Piersanti S., Gaino E. & Hansson B.S. (2013) The antennal lobe of lobe *Libellula depressa* (Odonata, Libellulidae). *Zoology*, **116**, 205–214.

- Rebora M., Piersanti S. & Gaino E. (2008) The antennal sensilla of the adult of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae). *Arthropod Structure and Development*, **37**, 504-510.
- Rebora M., Piersanti S. & Gaino E. (2009) A comparative investigation on the antennal sensilla of adult Anisoptera. *Odonatologica*, **38**, 329-340.
- Rebora M., Salerno G., Piersanti S., Dell’Otto A. & Gaino E. (2012) Olfaction in dragonflies: Electrophysiological evidence. *Journal of Insect Physiology*, **58**, 270-277.
- Reinhardt K. (2006) *Macromia illinoiensis* Walsh males use shade boundaries as landmarks (Anisoptera: Macromiidae). *Odonatologica*, **35**, 389-393.
- Sauseng M., Pabst M. & Karl K. (2003) The dragonfly *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Libellulidae) makes optimal use of the dorsal fovea of the compound eyes during perching. *European Journal of Entomology*, **100**, 475-479.
- Shannon H.J. (1935) *The book of the seashore*. Doubleday, Garden City, New York, pp.281.
- Sherk T.E. (1978a) Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata) II. Development of the larval compound eyes. *Journal of Experimental Zoology*, **203**, 183-200.
- Sherk T.E. (1978b) Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata) III. Adult compound eyes. *Journal of Experimental Zoology*, **203**, 61-80.
- Schlaepfer M.A., Runge M.C. & Sherman P.W. (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 474-480.
- Schultz J. & Switzer P. (2001) Pursuit of heterospecific targets by territorial amberwing dragonflies (*Perithemis tenera* Say): A case of mistaken identity. *Journal of Insect Behavior*, **14**, 607-620.
- Schwind, R. (1989) A variety of insects are attracted to water by reflected polarized light. *Naturwissenschaften*, **76**, 377-378.
- Schwind, R. (1991) Polarization vision in aquatic insects and insects living on a moist substrate. *Journal of Comparative Physiology A*, **169**, 531-540.
- Schwind, R. (1995) Spectral regions in which aquatic insects see reflected polarized light. *Journal of Comparative Physiology A*, **177**, 439-448.
- Schwind R. & Horváth G. (1993) Reflection-Polarization pattern at water surfaces and correction of a common representation of the polarization pattern of the sky. *Naturwissenschaften*, **80**, 82-83.
- Stavenga D.G. (1979) Pseudopupils of compound eyes. In Autrum H. (eds) *Handbook of sensory physiology*, pp. 357-439. Springer-Verlag, Berlin.
- Stevani C. V., de Faria D.L.A., Porto J.S., Trindade D.J. & Bechara E.J.H. (2000a) Mechanism of automotive clearcoat damage by dragonfly eggs investigated by surface enhanced Raman scattering. *Polymer Degradation and Stability*, **68**, 61-66.
- Stevani C., Porto J., Trindade D. & Bechara E. (2000b) Automotive clearcoat damage due to oviposition of dragonflies. *Journal of Applied Polymer*, **75**, 1632-1639.

- Strausfeld N.J., Hansen L., Li Y., Gomez R.S. & Ito K. (1998) Evolution, discovery and interpretations of arthropod mushroom bodies. *Learning and Memory*, **5**, 11-37.
- Switzer P. & Walters W. (1999) Choice of lookout posts by territorial amberwing dragonflies, *Perithemis tenera* (Anisoptera : Libellulidae). *Journal of Insect Behavior*, **12**, 385–398.
- Switzer P. V. & Eason P.K. (2000) Proximate Constraints on Intruder Detection in the Dragonfly *Perithemis tenera* (Odonata: Libellulidae): Effects of Angle of Approach and Background. *Annals of the Entomological Society of America*, **93**, 333–339.
- Taylor, L.R. (1958) Aphid dispersal and diurnal periodicity. *Proceedings of the Linnean Society of London*, **169**, 67-73.
- Tinbergen N. (1932) Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philantus triangulum* Fabr.). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, **16**, 305-334.
- Wikelski M., Moskowitz D., Adelman J.S., Cochran J., Wilcove D.S. & May M.L. (2006) Simple rules guide dragonfly migration. *Biology letters*, **2**, 325–9.
- Wildermuth H. (1987) Fundorte und Entwicklungsstandorte von *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) in der Schweiz (Odonata: Corduliidae). *Opusc. zool. flumin.*, **11**, 1-10.
- Wildermuth H. (1992) Habitate und Habitatwahl der Grossen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) Chap 1825 (Odonata, Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, **1**, 3-22.
- Wildermuth H. (1993) Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly *Aeshna juncea* (L.): an experimental approach in natural habitats (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, **22**, 27-44.
- Wildermuth H. (1998) Dragonflies Recognize the Water of Rendezvous and Oviposition Sites by Horizontally Polarized Light: A Behavioural Field Test. *Naturwissenschaften*, **85**, 297–302.
- Wildermuth H. & Horváth G. (2005) Visual deception of a male *Libellula depressa* by the shiny surface of a parked car (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, **8**, 97-105.
- Wildermuth H. & Spinner W. (1991) Visual cues in oviposition site selection of *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica*, **20**, 357-367.